Linzer biol. Beitr.	20/1	283-311	13.6.1988

GEGENWART UND VERGANGENHEIT IN DEN AREALGRENZEN ÖSTERREICHISCHER GEFÄSSPFLANZEN

G. PILS, Linz

1. Einleitung

Es ist eine weithin bekannte Tatsache, daß manche Alpengewächse nur in ganz bestimmten Gegenden, ja manchmal nur auf wenigen Gipfeln vorkommen. Zwei alternative Deutungsmöglichkeiten bietet uns heute die Arealkunde für die Lösung derartiger pflanzlicher Verbreitungsrätsel an:

Am naheliegendsten erscheint es, die Ursachen für rezente Verbreitungsgrenzen einer Art zunächst einmal in ihren Standortsansprüchen, also in ihrer Abhängigkeit von aktuell wirksamen Umweltfaktoren zu suchen. Besonders bei Pflanzen mit so charakteristischer Bindung an Extremlebensräume wie Moore, Trockenrasen oder Kalkfelsen scheint ja das potentielle Verbreitungsgebiet in erster Linie durch Vorkommen oder Fehlen des betreffenden Biotops begrenzt zu sein. Wenn derartige ökologische Arealinterpretationen auch häufig zu befriedigenden Ergebnissen führen, so bleiben doch in anderen Fällen auch nachher immer noch einige Fragezeichen offen. Warum etwa sind manche Alpenteile deutlich reicher an endemischen oder disjunkt verbreiteten Pflanzen als ihre Umgebung? Warum sucht man das Edelweiß auf praktisch allen Bergen Oberösterreichs vergeblich, wenn es in sämtlichen benachbarten Bundesländern unter Bedingungen gedeiht, die doch auch in Oberösterreich vielfach gegeben sein sollten?

Spätestens seit den grundlegenden Arbeiten MERXMÜLLERs (1952-1954) hat man in solchen Fällen immer wieder bereitwilligst Zuflucht zu historischen Deutungsmöglichkeiten genommen. Ökologisch unverständliche Areal-

bilder sollen demnach weniger eine Folge heutiger Standortsverhältnisse sein, als vielmehr "eingefrorene Spiegelbilder" längst vergangener Umwälzungen wie Eiszeiten oder teilweise auch postglazialer Wärmeperioden. Ein ursprünglich faszinierendes Konzept, das sich leider in der Folge immer mehr zu einem bequemen "arealkundlichen Zweckdualismus" entwickelt hat, etwa nach dem Motto: Was nicht klar einsichtig ökologisch bedingt ist, m u ß wohl historische Ursachen haben. Diese Entartung der historischen Methode zu einem echten "arealkundlichen Suchtgift", das es konfliktfrei ermöglicht, praktisch jedes schwer lösbare arealkundliche Problem in das extrem spekulative Gebiet der Historie abzudrängen, steht unserer Meinung nach in einem deutlichen Gegensatz zu einer Reihe von neueren arealkundlichen Befunden. Eine unbefriedigende Situation, die letztendlich auch zur Abfassung der vorliegenden Arbeit angeregt hat. Unter anderem auch an Hand eigener Untersuchungen soll dabei aufgezeigt werden, daß ein allzu kritikloses Abgleiten in eine extrem historische Anschauungsweise durchaus auch den Blick auf mögliche rezent-ökologische Hintergründe der Arealgrenzen vieler Pflanzenarten versperren kann.

Zu Dank verpflichtet für ihre wiederholte Hilfe bei der Literaturbeschaffung oder für andere Hinweise bin ich den Herren Univ.Prof.Dr.F. EHRENDORFER (Wien), F. GRIMS (Taufkirchen/Pram), Univ.Prof.Dr.E. HÜBL (Wien) und Univ.Prof.Dr.H. NIKLFELD (Wien). Besonders wertvolle Unterstützung erhielt ich darüberhinaus von Herrn Univ.Doz.Dr.F. SPETA (Linz), und zwar nicht nur durch die bereitwillig gewährte Einsicht in die Unterlagen und das Herbar des O.Ö. Landesmuseums in Linz, sondern auch für so manche freundschaftliche Diskussion, wofür ihm an dieser Stelle mein besonderer Dank ausgesprochen sei.

2. Beispiele für klimatisch-konkurrenzbedingte Arealgrenzen

Den Idealfall eines durch aktuelle ökologische, und zwar im vorliegenden Fall klimatische Faktoren geprägten Areals haben wir beim Walliser Schwingel (*Festuca valesiaca* GAUDIN) vor uns. Schon ein flüchtiger Blick auf Niederschlags- und Temperaturkarte eröffnet uns nämlich, daß diese Leitpflanze kontinentaler Trockenrasen (Festucion valesiacae) an die extremeren Trockengebiete mit meist weniger als 600 mm Jahresniederschlag gebunden ist (Pannonischer Raum und alpine Trockentäler, Abb.2).

Leider liegen die Verhältnisse in der Regel bei weitem nicht so einfach. Insbesonders dann, wenn ein sich allmählich und über große Entfernungen

hinziehender Wechsel im Großklima durch lokalklimatische Tendenzen überlagert und dabei stellenweise überkompensiert wird. Als Beispiel möge uns hier der allmähliche Umschlag von einen niederschlagsreicheren, mehr subozeanischen Klima im äußersten Nordwesten des Mühlviertels zu einem deutlich trockeneren, mehr subkontinentalen Klima im östlichen Waldviertel dienen. Da Niederschlagsmengen und Temperaturwerte reliefbedingt von Ort zu Ort recht unterschiedlich sein können, ist dieser "schleichende" großklimatische Wandel in der zonalen Vegetation (buchenreiche Mischwälder) bzw. den entsprechenden Ersatzgesellschaften "mit freiem Auge" praktisch nicht zu erkennen - zumindest nicht innerhalb der Grenzen des Mühlviertels. Auch auf der Niederschlagskarte sticht erst das östliche Waldviertel durch deutlich niederere Jahresniederschläge heraus. Dennoch erreichen einige subozeanisch-montan verbreitete Gewächse wie *Geranium sylvaticum* L., *Phyteuma nigrum* F.W. SCHMIDT, *Cardaminopsis halleri* (L.) HAYEK und heute wohl auch schon der atlantisch verbreitete *Juncus squarrosus* L. im unteren Mühlviertel oder spätestens im Grenzstreifen zwischen Mühl- und Waldviertel ihre lokale Ostgrenze nördlich der Donau (Abb.1, vgl. auch PILS 1988a). Häufig liegen dabei die östlichsten Vorposten in tief eingeschnittenen, schattigen und daher wohl "lokalklimatisch montanen" Flußtälern. Offensichtlich sind also teilweise Pflanzen feinere Klimazeiger als unsere bisher vorliegenden Niederschlags- und Temperaturkarten. Im übrigen handelt es sich bei den genannten Beispielen keineswegs um wenig wander- oder konkurrenzfähige "Reliktpflanzen". Es wäre daher verfehlt, die lokalen Ostgrenzen auf etwaige "mangelnde Ausbreitungstendenzen" oder andere historische Gründe zurückführen zu wollen. Viel eher dürften es geringfügige, klimatisch bedingte Minderungen in der Konkurrenzfähigkeit mit anderen Wiesenpflanzen sein, die all diesen Arten den Zutritt in den Ostteil der Böhmischen Masse verwehren. In diesem Zusammenhang als besonders interessant und lehrreich erscheint uns die überraschend scharfe Grenze im Bereich der Großen Rodl zwischen tetraploider *Campanula patula* L. s.l. im Westen und einer diploiden Rasse im Osten (Abb.1, vgl. auch LAUTERBRUNNER in SPETA 1987). Einerseits fügt sich diese Arealgrenze zwanglos in den aufgezeigten W-E-verlaufenden Klimagradienten. Andererseits scheinen es in diesem Fall nicht irgendwelche, im einzelnen schwer faßbare Wiesenpflanzen zu sein, die den tetraploiden Pflanzen das Vorrücken in den kontinentaleren Osten erschweren (oder überhaupt unmöglich machen?). Es ist die nächstverwandte,

nach SPETA (ined.) auch morphologisch gut unterscheidbare diploide Rasse der selben Art! Bei der Behandlung der oft viel schwerer verständlichen Arealbilder alpiner Arten werden wir nochmals auf derartige einfache "Zweier-Konkurrenzmodelle" zurückkommen.

Darüberhinaus werden in Abb.2 mit *Scleranthus perennis* L. und *Veronica dillenii* CR. auch zwei Sippen mit lokaler Westgrenze im Mühlviertel dargestellt. Wie in diesen Fällen klimatische möglicherweise mit edaphischen Faktoren verwoben sind, zeigt das Beispiel dieser beiden mehr (*V. dillenii*) oder weniger (*S. perennis*) subkontinental verbreiteten Sandrasenpflanzen insofern, als einerseits im unteren Mühlviertel skelettreich verwitternde Grobkorngranite flächendeckender auftreten als im Westen, andererseits aber auch die etwas geringeren Niederschlagsmengen hier eher für die Elimination möglicher höher- und rascherwüchsiger Konkurrenten von entsprechend flachgründigen Standorten sorgen.

3. *Die historische Deutung von Arealen bei Alpenpflanzen*

Wenden wir unsere Blicke nun den Alpen zu, so scheinen dort großklimatischen Deutungsversuchen von Pflanzenarealen schon aus prinzipiellen Gründen schlechte Erfolgsaussichten beschieden zu sein. Noch viel stärker als anderswo überlagern sich hier nämlich den zweifellos vorhandenen großklimatischen Eigenheiten verschiedener Alpenteile reliefbedingte lokalklimatische oder edaphische Variationen von vergleichsweise bedeutenden Ausmaßen. Innerhalb einer Horizontaldistanz von weniger als einem Kilometer können hier sämtliche Höhenstufen von submontan bis hochalpin durchlaufen werden. Dazu kommen weniger augenscheinliche Phänomene wie örtlich unterschiedliche Föhnhäufigkeiten und -intensitäten, unterschiedliche Niederschlagsverteilung zwischen Luv- und Leeseite eines Massivs sowie zwischen zwar unmittelbar benachbarten, aber in unterschiedlichem Ausmaß abgeschirmten Massiven usw. Das alles bedingt, daß zumindest auf kürzere Entfernungen großklimatische Tendenzen wie eine gegen den Nordostrand der Alpen leicht zunehmende Kontinentalität vollkommen an Bedeutung zu verlieren scheinen. Fast mag es daher verwundern, daß sich sogar im Alpengebiet manche Pflanzenareale einigermaßen gut mit (groß-) klimatischen (und natürlich auch edaphischen) Faktoren korrelieren lassen. So beschränkt sich beispielsweise die Verbreitung von *Festuca vivipara* (L.) SM. weitestgehend auf die zentralen Alpenteile mit den höchsten Niederschlägen während der Vegetationszeit (Abb.2). Bei der im wesentlichen

circumpolar-ozeanischen Gesamtverbreitung dieses in den Alpen und dem Großteil Nordeuropas durch eine tetraploide Sippe vertretenen apomiktischen Formenschwarmes mag dies auch nicht weiter überraschen. Eigene Beobachtungen in den Anden Mittel- und Südchiles haben übrigens ergeben, daß auch unter den dortigen, teilweise recht feuchten Klimabedingungen *Festuca*-Arten zur apomiktischen ("viviparen") Vermehrung übergegangen sind. Demnach scheint schon die Viviparie an und für sich und ohne Rücksicht auf die genaue systematische Stellung der betreffenden Schwingelart ein "klimatischer Zeiger" zu sein.

Viele andere Alpenpflanzen und auch wirbellose Tiere (HOLDHAUS 1954) scheinen sich dagegen zumindest auf den ersten Blick einer ökologischen Deutung ihrer Areale ganz zu entziehen. In den Ostalpen gehören dazu vor allem jene Gewächse (nicht selten Endemiten), die auf die nordöstlichsten und südöstlichsten Alpenteile beschränkt sind. Auch dies kann an zwei weiteren *Festuca*-Arten, diesmal aus der *F. varia*-Verwandtschaft illustriert werden (Abb.2): Die alpin-karpatische *F. versicolor* TAUSCH besiedelt trockene Dolomit- und Kalkfelsen von der oberen montanen bis zur alpinen Stufe der Nordostalpen, während die verwandte *F. calva* (HACKEL) K. RICHTER an analogen Standorten der südöstlichsten Kalkalpen endemisch ist. Mangels augenscheinlicher edaphischer oder klimatischer Unterschiede zu den westlich anschließenden Alpenteilen werden solche Arealbilder heute durchwegs historisch gedeutet. Da diese beiden ostalpischen Endemismuszentren (PAWLOWSKI 1970) eiszeitlich nur gering vergletschert waren, nimmt man mit gutem Grund eine Überdauerung alpiner Pflanzen an Ort und Stelle an (MERXMÜLLER 1952-54). Nach dem Rückzug der alpinen Eisströme soll es demnach manchem Überdauerern auf Grund reduzierter genetischer Plastizität (vgl. NIKLFELD 1972: 11) nur sehr wenig oder gar nicht gelungen sein, ihre ursprünglichen Territorialverluste auszugleichen und sich erneut über die nun eisfrei gewordenen westlicheren Massive hin auszubreiten. In dieser "mangelhaften Ausbreitungstendenz" (MERXMÜLLER 1952-1954) oder, noch anschaulicher ausgedrückt, in dermaßen "eingefrorenen Arealgrenzen" (NIKLFELD 1972) soll nun nach der heute vorherrschenden Meinung der Reichtum an Endemiten bzw. ostalpisch-karpatischen Arten dieser Alpenteile begründet sein. Was diese Theorie schon rein theoretisch unwiderlegbar macht ist die Tatsache, daß auch die Areale von Pflanzen, die nach Westen weit in ehemals vergletscherte Areale hineinreichen, ja prinzipiell überhaupt jedes denkbare Areal,

durch partielle Rückwanderung aus dem "Massif de refuge" bzw. aus notfalls zu konstruierenden "Kleinrefugien" oder Nunatakkern" erklärt werden kann. Ein wissenschaftstheoretisch wenig befriedigender Zustand. Wir wollen daher im folgenden am Beispiel der von uns eingehend untersuchten *Festuca violacea*-Gruppe untersuchen, ob es nicht auch in den Alpen möglich sein sollte, aktuelle Arealgrenzen auch wieder mehr auf die Wirkung rezenter Faktoren zurückzuführen.

4. Die *Festuca violacea* - Gruppe: Mangelnde Ausbreitungsfähigkeit oder konkurrenzbedingte Arealgrenzen?

Die Artengruppe der Violettschwingel (*F. violacea* s. lat., vgl.Abb.3) umfaßt im Ostalpenraum vier ausgezeicnhnet geschiedene Sippen. Auf Grund der teilweise etwas ursprünglich erscheinenden morphologischen und karyologischen Merkmale sind sie wohl an der Basis der weitverbreiteten Rotschwingelgruppe (*F. rubra* s. lat.) anzusiedeln. Im Gegensatz zu letzterer sind sie aber allesamt hauptsächlich an primäre, wenig beweidete "Urwiesen" der subalpinen und alpinen Stufe gebunden (Lawinenbahnen, Wildheumähder usw.). Betrachten wir vorerst einmal ausschließlich das Areal der ostalpin-karpatischen, azidophilen *F. picturata* PILS. Nach der klassisch-historischen Theorie fügt sich diese Sippe zwanglos in die Gruppe der "Rückwanderer auf lange Distanz" (sensu HOLDHAUS 1954). Herabgesetzte genetische Plastizität und demzufolge eine von vornherein mangelhafte Ausbreitungstendenz sollten demnach die Ursachen dafür sein, daß es *F. picturata* nicht geschafft hat, aus den am Alpenostrand gelegenen eiszeitlichen Refugien weiter nach dem Westen zu wandern als bis zu den Zillertaler Alpen. Jedenfalls lassen sie keine tiefergreifende klimatische oder edaphische Unterschiede zwischen den gerade noch und den gerade nicht mehr besiedelten Teilen der Zillertaler Alpen finden - zumindest nicht auf kurze Distanz und beim jetzigen Stand der klimatologischen Forschung. Vor dem selben Hintergrund liegt es auch nahe, in der calciphilen *F. nitida* KIT. ex SCHULTES einen Rückwanderer auf kurze Distanz mit einer "eingefrorenen" Arealgrenze im Bereich der Piave zu sehen.

Nun kann aber diesem statisch-historischen Arealgrenzkonzept, das im wesentlichen auf einer a priori zu postulierenden "mangelnden Ausbreitungstendenz" vieler "reliktärer" Arten basiert, gerade im Fall der *F. picturata* eine durchaus plausible Alternative gegenübergestellt werden. Unserer Ansicht nach wird nämlich das unvermittelte Haltmachen von *F. picturata*

in den östlichen Zillertaler Alpen erst bei gleichzeitiger Betrachtung der im selben Gebiet verlaufenden östlichen Arealgrenze der westalpischen *F. puccinellii* PARL. verständlich. Demnach hindert nicht eine (genetisch vorprogrammierte) "mangelnde Ausbreitungstendenz" die diploide *F. picturata* an einem weiteren Vordringen nach dem Westen. Vielmehr scheint die bald übermächtig werdende Konkurrenz einer die gleichen Standorte besiedelnden hexaploiden Schwesternart (eines Pseudovikarianten sensu FAVARGER 1962) gleichsam eine "unsichtbare Mauer" zu bilden, gegen die unser ostalpin-karpatischer Schwingel vergelblich anrennt. Auf einen analogen Fall sind wir ja schon bei der Verteilung von 2x und 4x-*Campanula patula* im Mühlviertel gestoßen. Sowohl aus dem Pflanzen- als auch aus dem Tierreich ließen sich noch eine stattliche Reihe weiterer Beispiele für derartige, offensichtlich ebenfalls durch das "Konkurrenz-Ausschlußprinzip" zwischen nächstverwandten Schwesternsippen zustandegekommene Arealgrenzen anführen. Wir verweisen hier nur auf die durch Hybridisierung verwischte Überganszone der westlichen *Pulsatilla vulgaris* MILL. in die östliche *P. grandis* WENDER. (vgl. ZIMMERMANN 1954) in Oberösterreich oder auf die mit viel schärferen Grenzen einander ausschließenden *Scilla*-Arten Österreichs (SPETA 1987). An weithin bekannten Beispielen aus dem Tierreich seien die Rassenpaare von Braun- und Weißbrustigel (*Erinaceus europaeus europaeus* und *E. e. roumanus*), von Raben- und Nebelkrähe (*Corvus corone* und *C. cornix*) sowie von Hausmaus und Ährenmaus (*Mus musculus domesticus* und *M. m. musculus*) angeführt.

Zumindest bei derartigen, offensichtlich nur durch die Konkurrenz einer einzigen Schwesternsippe bedingten Arealgrenzen scheint die Suche nach einer Alternative zum statischen Modell der "postglazial eingefrorenen Arealgrenzen" unvermeidlich. Wir denken dabei an ein dynamisches Modell, etwa in Form eines Gases, das nun allerdings nicht durch die starren Wände eines Gefäßes (= mechanisches Ausbreitungshindernis) oder durch Abkühlung bis zum Gefrierpunkt (= "eingefrorene Arealgrenze auf Grund mangelnder genetischer Plastizität") an seiner Ausbreitung gehindert wird. Allein durch das Auffüllen der Umgebung mit einem zweiten Gas läßt sich nämlich schon einer raschen Expansion (= "Arealausweitung") unserer ursprünglichen "Gaspopulation" effektiv entgegenwirken. Sind die Gasmassen nur genügend groß und schließt man äußere Kräfte, also mechanische Durchmischung aus, so ist nach den Gesetzen der Diffusion eine Eroberung des ganzen Raumes durch jedes der beiden Gase, also eine völlige Vermi-

schung, erst in extrem großen Zeiträumen zu erwarten. Dies würde bedeuten, daß selbst bei völlig gleicher Konkurrenzstärke und unter der Annahme "totaler Konkurrenz" (identische Standortsansprüche), ursprünglich getrennte Sippenpaare nur eine überraschend geringe Tendenz zur Vermischung und damit zur Ausbreitung ins Nachbarareal zeigen sollten. Die Lage einer derartigen Grenzlinie zwischen total konkurrenzierenden Sippenpaaren wäre demnach rein historisch bedingt. Sie würde den Begegnungspunkten nach postglazialen Rückwanderungen entsprechen. Das weitgehende Erlöschen weiterer Wanderungsbewegungen hingegen ginge keineswegs auf endogene Faktoren (herabgesetzte genetische Plastizität) oder mechanische Wanderhemmnisse zurück, sondern wäre eindeutig konkurrenzbedingt.

In der realen Welt der Lebewesen liegt es aber nahe, daß - im Gegensatz zur fiktiven Gaswelt unseres Modells - selbst nächstverwandte, geographisch vikariierende Sippen sich durch wenigsten geringfügige Spezialanpassungen an ihr jeweiliges Verbreitungsgebiet unterscheiden. Unter dieser Annahme geringfügiger Konkurrenzvorteile in den "angestammten" Arealen würde eine weitergehende Vermischung, vor allem bei sexuell scharf geschiedenen Sippen wie unseren Violettschwingeln, auch über große Zeiträume nicht zu erwarten sein.

Leider sind die Verhältnisse in der Regel bei weitem nicht so klar wie bei derart geographisch vikariierenden Sippenpaaren mit annähernd totaler Konkurrenz. Schon bei den eingangs erwähnten subozeanisch-montanen Wiesenpflanzen des Mühlviertels, die gegen Osten zu lokale Arealgrenzen erreichen, erscheint es unmöglich, dies auf den übermächtig werdenden Wettbewerb einer ganz bestimmten konkurrierenden Art zurückzuführen. Zu zahlreich und daher im einzelnen zu wenig faßbar sind in diesen Fällen die in Betracht kommenden Konkurrenten, zu wenig bekannt ist uns ihre Kampfeskraft unter den jeweiligen Umweltbedingungen. Keineswegs erscheint es uns aber angebracht, wegen solcher methodischer Schwierigkeiten die Bedeutung der Konkurrenz für das Verständnis aktueller Arealgrenzen überhaupt zu übersehen und in all diesen Fällen (schon aus Bequemlichkeitsgründen) zur Standarderklärung der "genetisch reduzierten Ausbreitungstendenz" zurückzukehren. Betrachten wir in diesem Zusammenhang abschließend das reliktische (?) Areal von *F. nitida*: Natürlich erscheint es illusorisch (zumindest beim Stand unseres heutigen Wissens) die "eingefrorene" Westgrenze dieser Sippe ausschließlich mit der Konkurrenz einer einzigen Art erklären zu wollen. Immerhin könnte man aber mit der glei-

chen Berechtigung, mit der gemeinhin die Eiszeiten für diese Grenze verantwortlich gemacht werden, auch behaupten, daß Wettbewerbsnachteile mit der westlich der Piave häufiger werdenden *F. norica* (HACKEL) RICHTER dabei eine gewisse Rolle spielen.

5. Was verhindert die Ausbreitung der typischen Nordostalpenpflanzen nach dem Westen?

Wie bereits dargelegt, wird seit den grundlegenden Arbeiten von MERXMÜLLER (1952-1954) und NIKLFELD (1972) die floristische Sonderstellung der nordöstlichen Kalkalpen überwiegend als Spätfolge eiszeitlicher Verwüstungen in den westlich anschließenden Massiven angesehen. Mangelhafte Rückwanderung aufgrund reduzierter Ausbreitungstendenz (MERXMÜLLER 1954: 132) soll die tiefere Ursache dafür sein, daß viele nordostalpine Arten (noch?) nicht weiter nach dem Westen vorgestoßen sind. Die heutigen Formen der Pflanzenareale mit den zahlreichen, gegen Westen zu gestaffelten Arealgrenzen wären demnach weniger Ausdruck aktuell wirksamer ökologischer (klimatischer) Faktoren. Viel eher müßte man sie als "eingefrorene Spiegelbilder einszeitlicher Verhältnisse" deuten, in ihrer Statik etwa einer photographischen Momentaufnahme vergleichbar, deren Konturen allenfalls durch räumlich begrenzte Rückwanderungen etwas von ihrer ursprünglichen Schärfe verloren hätten. Wir wollen im folgenden versuchen, auch in diesem Fall die Schwächen einer derart statischen und extrem historischen Deutung rezenter Arealgrenzen aufzuzeigen.

5.1. Klimatische Sonderstellung der nordöstlichsten Kalkalpen

Sämtliche alpine Endemismuszentren nehmen ausgesprochen periphere Lagen am Alpenbogen ein (vgl. PAWLOWSKI 1970). Schon darin könnte sich ein erster Hinweis auf eine klimatisch bevorzugte Stellung dieser Gebiete verbergen. Für das nordostalpine Großrefugium unterstreichen die von HOLZNER & HÜBL (1977) publizierten Niederschlagsdaten diese Vermutung. Demnach erhalten die östlichsten, am stärksten abgeschirmten Gipfel im langjährigen Mittel teilweise unter 1200 mm Jahresniederschlag (z.B. Schneeberg, Damböckhaus, 1800 m Seehöhe: 1189 mm). Für die nördlichen Kalkalpen sind dies zweifellos extrem niedrige Werte, empfangen doch weiter westlich gelegene Ketten regelmäßig mehr als 2000 mm/Jahr. Diese höhere Kontinentalität hat auch dazu geführt, daß MAYER & al. (1971) hier den eigenständigen Wuchsbezirk "Ostrand des nördlichen randalpinen Fichten-Tannen-Buchenwaldgebietes" unterscheiden. Infolge seiner Grenz-

lage zum Pannonischen Becken zeichnet er sich besonders in niederen Lagen durch einen bemerkenswerten Reichtum an thermophilen, weiter westlich fehlenden Arten aus (vgl. HOLZNER & HÜBL 1977: 253). Dagegen beherbergt der gegen Westen anschließende "östliche Wuchsbezirk des nördlichen randalpinen Fichten-Tannen-Buchenwaldgebietes" (MAYER & al. 1971) wesentlich mehr hygrophile Arten, besonders Moorbewohner (vgl. HOLZNER & HÜBL 1977). Großklimatische Unterschiede dieses klassischen nordostalpinen "Massifs de refuge" von den westlich anschließenden Alpenteilen sind also zweifellos vorhanden. Reichen sie aber aus, um seine floristischen Eigenheiten, wie das Auftreten von Endemiten und teilweise auch von karpatischen Arten zu erklären? Die an den Beginn dieser Arbeit gestellten Beispiele aus dem Mühlviertel sollten uns jedenfalls vor einer vorschnellen Verneinung dieser Frage warnen. Wenn nördlich der Donau bereits ein verhältnismäßig bescheidenes Ozeanitätsgefälle ausreicht, um manchen anderswo häufigen Wiesenpflanzen den Zutritt in den Osten zu verwehren - warum sollten die Verhältnisse in den Alpen nicht ähnlich liegen?

5.2 Geographische Vikarianz zwischen "Refugialarten" und "Nicht-Refugialarten".

Eine Reihe in den Alpen weit verbreiteter, durchaus als anpassungs- und wanderfähig angesehener Arten (oder neopolyploider Chromosomenrassen) fehlt entweder dem ganzen nordostalpinen Refugialraum (vgl. *Saxifraga oppositifolia* L. und *Draba tomentosa* CLAIRV. in Abb.4) oder zumindest seinem Ostteil (*Trifolium badium* SCHREB. *Cirsium spinosissimum* (L.) SCOP., *Doronicum grandiflorum* LAM. u.a.). Auf diese bei arealkundlichen Überlegungen regelmäßig ausgeklammerte Tatsache haben zuletzt HOLZNER & HÜBL (1977) hingewiesen und dies auch noch mit weiteren Beispielen belegt. Nun kann aber der Grund für ein derartiges Meiden eines "Massifs de refuge" in allen diesen Fällen weder mit einer eiszeitlichen Vernichtung erklärt werden (Refugialräume waren ja schon definitionsgemäß weitgehend eisfrei), noch kann er in einer allenfalls zu postulierenden "mangelhaften Ausbreitungstendenz" zu suchen sein. Alle diese Pflanzen sind heute nämlich auch in eiszeitlich stark vergletscherten Alpenteilen weitverbreitet und müssen demnach als gut wanderfähig gelten. Man wird daher schwerlich an der Annahme vorbeikommen, daß es letztendlich doch die Konkurrenz der gemeinhin als reliktär oder konservativ angesehenen typischen Refugialarten ist, die unter den gegebenen Klimabedingungen

manche weiter westlich häufige Alpenpflanze auf Distanz hält.

Im Umkehrschluß wäre es dann allerdings unvermeidlich, die lokalen Westgrenzen unserer Nordostalpenpflanzen ebenfalls als konkurrenzbedingt zu betrachten. Wiederum kann dies aber nun keineswegs nur für den modellhaft einfachen Fall geographisch vikariierender, nächstverwandter Sippenpaare gelten, wie wir sie etwa bei diploider und tetraploider *Biscutella laevigata* L. (vgl. Karte in EHRENDORFER 1978), *Doronicum calcareum* VIERH. und *D. glaciale* (WULF.) NYMAN, *Crepis jacquinii* TAUSCH und *C. kerneri* RECH. f. oder *Achillea clusiana* TAUSCH und *A. atrata* L. vor uns haben (vgl. Karten in MERXMÜLLER 1952). Die Tatsache, in anderen Fällen keinen einzigen, klar faßbaren Vikarianten (= Konkurrenten) zur Hand zu haben, berechtigt uns auch in den Alpen noch lange nicht, klimatische Faktoren und damit die Konkurrenz bei der Deutung aktueller Arealgrenzen völlig außer acht zu lassen.

Von großem Interesse wären in diesem Zusammenhang vergleichende Untersuchungen, die Aufschluß darüber geben würden, ob die alpine Stufe im Rax-Schneeberggebiet wirklich absolut artenreicher ist als vergleichbare Gipfel weiter westlich. Spinnt man die von MERXMÜLLER (1954) geäußerten Überlegungen weiter, so müßte dies jedenfalls in hohem Ausmaß der Fall sein. Demnach wäre nämlich das Nordostareal nur für die Erhaltung, nicht aber für die Ausbildung der heute dort vorkommenden "konservativen" *Endemiten verantwortlich gewesen. Ihr aktuelles Vorkommen in diesem* Gebiet ginge demnach in erster Linie nicht auf aktuelle Konkurrenzvorteile oder zumindest auf ein Entstehen an Ort und Stelle zurück, sondern wäre (ausschließlich?) als Folge eiszeitlich erzwungener Arealverschiebungen und -reduktionen zu verstehen. Einem "eisigen Besen" gleich sollten bei dieser Betrachtungsweise die vorstoßenden Eismassen diese Gewächse aus ihren einstigen, heute unbekannten Arealen und Entstehungsgebieten hinweggefegt haben. Im nordostalpinen Refugialraum hätten sie dann allesamt die letzte Vereisung überdauert. Wenn nun schon die "konservativen und wenig wanderfähigen" Endemiten bzw. Reliktarten in dieser eiszeitlichen "Arche Noa" gelandet sind, so müßte dies sämtlichen weiterverbreiteten und daher allgemein als gut wanderfähig geltenden Alpenpflanzen noch viel leichter gelungen sein - immer unter der Voraussetzung, daß dem eben nicht klimatische Hindernisse oder zumindest die Konkurrenz der "Alteingesessenen" im Weg standen, was aber im Fall des nordostalpinen Refugiums von MERXMÜLLER (l.c.) abgelehnt wird. Nimmt man nun

nicht Zuflucht zu etwaigen postglazialen Fluchtbewegungen aus dem Refugialraum, so wäre wohl zu erwarten, daß sich im Nordostalpenraum heute sowohl weitverbreitete Alpenpflanzen als auch Reliktarten in unverhältnismäßig großer Artenzahl drängen sollten. Geht man dagegen von ökologischen Ursachen für die rezenten Arealformen der Nordostalpenpflanzen aus, so müßten schon aus Konkurrenzgründen das Vorkommen von Endemiten und "Reliktarten" in diesem Gebiet durch das Fehlen anderswo verbreiteter Arten in gewissen Grenzen kompensiert werden.

Eine quantitativere und damit endgültigere Beantwortung dieser Frage wird wohl erst der lang ersehnte Verbreitungsatlas der Florenkartierung Mitteleuropas erlauben. Hinweise für eine derartige "allgemeine Vikarianz zwischen Refugialarten und Nicht-Refugialarten" liegen aber vor. Neben den bereits erwähnten "refugienfeindlichen" Arten sei hier beispielsweise noch auf die interessante Verteilung einiger *Draba*-Arten verwiesen. Immerhin wäre doch ernsthaft zu überlegen, ob nicht zwischen dem lokalen Auftreten von *Draba stellata* JACQ. und *D. norvegica* GUNNERUS im nordostalpinen Refugialraum und dem Fehlen von *D. tomentosa* und *D. dubia* SUTER im gleichen Gebiet ein ursächlicher Zusammenhang besteht (vgl. Abb.4). Ähnliches gilt für die Enziane der Sektion *Cyclostigma*. Nach MERXMÜLLER (1952) gehört *Gentiana pumila* JACQ. zur Gruppe der "nordostalpinen Sitzenbleiber" und ist also allein auf Grund seiner mangelhaften Ausbreitungstendenz über die Steyrlinie nicht hinausgekommen (MÜLLER 1982 gibt dazu übrigens noch einen Fundpunkt im Dachsteingebiet an und erwähnt sogar eine nicht näher präzisierte Angabe vom Hochkönig in Salzburg!). Nicht erwähnt wird aber dabei, daß beispielsweise *Gentiana orbicularis* SCHUR von Westen kommend Niederösterreich und damit das Zentrum des nordostalpinen Refugialraumes nicht erreicht (MÜLLER 1982 und JANCHEN 1977). *G. bavarica* L. geht zwar bis zu den westlichen Kalkalpengipfeln Niederösterreichs, scheint aber - wenn man von einer bislang unbestätigt gebliebenen Angabe von SOLTOKOVIC (1901) für die Rax absieht - im Ostteil des "Massifs de refuge" ebenfalls zu fehlen. Eine bemerkenswerte Tatsache, die übrigens auch für einige klassische nordostalpine Endemiten wie *Euphorbia austriaca* KERN. und *Pulmonaria kerneri* WETTST. sowie nordost-südalpine Überdauerer (sensu MERXMÜLLER 1952) wie *Saxifraga sedoides* L. oder *Minuartia cherlerioides* (HOPPE) BECHERER s.str. zutrifft (vgl. HOLZNER & HÜBL 1977 sowie für letztere LIPPERT 1981: 133). Wir stehen hier vor dem interessanten Phänomen, daß bei ein und

derselben Art zwar die Westgrenze des heutigen Areals sich zur Not mit Rückwanderung auf unterschiedlich weite Distanz in eiszeitlich devastierte Räume erklären läßt, daß aber andererseits die Ostgrenze wohl eindeutig rezente (klimatische?) Ursachen haben muß. Wie sonst wäre das Fehlen gerade im eisfernsten Teil unseres nordostalpinen Refugialraumes zu verstehen?

Aber kehren wir abschließend nochmals kurz zu den bereits erwähnten nordalpischen Leucodraben zurück (Abb.4). Interessanterweise ist nämlich in diesem Fall gerade die hexaploide *Draba norvegica* (wohl mesohexoploid sensu FAVARGER 1961) auf Schneeberg und Rax, also das Zentrum des Nordostalpenrefugiums beschränkt, während so weitverbreitete Arten wie *D. tomentosa* und *D. dubia* über die diploide Stufe nicht hinausgekommen sind (vgl. BUTTLER 1967). Ähnliches scheint auch für den Alpenrachen (*Bartschia alpina* L.) zu gelten. Aus dem Nordostalpenraum wurde bisher nur eine oktoploide Chromosomenrasse nachgewiesen (Schneeberg/N.Ö. und Tauplitz/Stmk., vgl. GREILHUBER 1971), während von anderen, auch eiszeitlich stärkst vergletscherten Alpenteilen bisher nur niedrigere Ploidiegrade bekannt geworden sind (vgl. FEDOROV 1969). Derartige Beispiele relativieren auch die immer wieder geäußerte Ansicht, daß niedrig-ploide Basissippen weniger plastisch und dadurch von vornherein weniger wanderfähig seien und schon deshalb den Ausbruch aus ihren Refugialräumen nicht geschafft hätten. Darauf weist übrigens auch bereits EHRENDORFER (1980) bei der Diskussion des "Reliktareals" der als mesohexaploid eingestuften *Artemisia nitida* BERTOL. hin (vgl. auch GUTERMANN 1979). Entweder sind eben auch meso- und neopolyploide Chromosomenrassen fallweise kaum wanderfähig oder - was wir für wahrscheinlicher halten - ist es auch in diesen Fällen die Konkurrenz anderer Arten bzw. Chromosomenrassen, der für die tatsächliche Wanderleistung eine viel entscheidendere Bedeutung zukommt als Chromosomenzahlen und a priori postulierten "Ausbreitungstendenzen". Ein Standpunkt, den wir beispielsweise auch von EHRENDORFER (1980: 47) bestätigt sehen, wenn wir dort lesen: "... we can understand the problems of polyploidy and distribution only if we include historical and environmental aspects into our consideration".

5.2. Glazial festgelegte Arealgrenzen bei thermophilen Arten?

Auch eine Reihe von mehr oder weniger thermophilen Arten weisen analoge Arealbeschränkungen auf die Nordostalpen auf. Für einige von ihnen,

und zwar besonders die in besagtem Gebiet endemischen oder allgemein sehr disjunkt verbreiteten, mag wieder eiszeitliche Überdauerung an Ort und Stelle in Erwägung gezogen werden (z,B. für *Pinus nigra* ARNOLD, vgl. NIKLFELD 1972). In solchen Fällen begegnen wir dann auch wieder mit größter Regelmäßigkeit dem Modell der postglazial "eingefrorenen" Arealgrenzen. Interessanterweise stoßen aber auch so wärmeliebende Gewächse wie *Anacamptis pyramidalis* (L.) RICH., *Genista pilosa* L. und *Festuca pallens* HOST an ganz analoge westliche Verbreitungsgrenzen in den oberösterreichischen Kalkalpen (vgl. STEINWENDTNER 1981, NIKLFELD 1979 und PILS 1981). Einerseits fällt es von vornherein schwer, bei so wärmeliebenden Pflanzen eine Überdauerung der Eiszeiten an Ort und Stelle überhaupt in Betracht zu ziehen (*F. pallens* beispielsweise kommt in Oberösterreich außerhalb der wärmeren Alpentäler nur im Donautal vor!). Andererseits spricht die weite Verbreitung von *G. pilosa* und *Anacamptis pyramidalis* außerhalb des Alpenraumes nicht unbedingt für eine eingeschränkte Wanderfähigkeit beider Arten. Auch *F. pallens* besiedelt große außeralpine Gebiete. Allerdings scheinen die Verhältnisse durch das Vorliegen einer beachtlichen intraspezifischen Differenzierung wie beispielsweise 2x- und 4x-Rassen nur beschränkt vergleichbar zu sein (vgl. PILS 1981). Insgesamt liegt es aber nahe, in der Beschränkung von *F. pallens* auf die östlichsten Alpenteile nicht mehr und nicht weniger als den Ausdruck einer insgesamt kontinentalen Verbreitungstendenz zu sehen. Auch die tetraploide Rasse der inneren Alpentäler, die man nach der heute verwendeten Terminologie wohl unzweifelhaft als "plastischer" und damit wanderfähiger ansehen müßte, dringt nämlich nicht weiter nach dem Westen vor als bis in den Lungau (vgl. zuletzt WITTMANN 1986).

5.3. Mangelnde Ausbreitungstendenzen bei Arten mit fernverbreitungstauglichen Diasporen?

Schon aus prinzipiellen Gründen erscheint es fraglich, wenn potentiell so wanderfähige Organismen wie windverbreitete Blütenpflanzen (*Cirsium erisithales* (JACQ.) SCOP., *Carduus crassifolius* WILLD. subsp. *glaucus* (BAUMG.) KAZMI u.a.), Farne (z.B. *Asplenium lepidum* K. PRESL und *A. seelosii* LEYB.), Moose (*Mnium hymenophylloides* HÜBENER) oder alpine Isekten (vgl. HOLDHAUS 1954) nur auf Grund rezenter Arealbeschränkungen mit dem Etikett einer "mangelhaften Ausbreitungstendenz" abgestempelt werden. Breiten sie sich nicht aus, weil sie wirklich nicht wanderfähig sind (was uns unwahrscheinlich erscheint), oder bezeichnen wir sie nicht

vielmehr als "mangelnd ausbreitungsfähig", weil wir von vornherein andere mögliche Ursachen für ihre ungewöhnlichen Arealformen ausgeschlossen haben? Rezente Beobachtungen an gelegentlich geradezu explosionsartig über unsere Heimat hinwegwandernden Neophyten scheinen jedenfalls darauf hinzudeuten, daß in den seltensten Fällen Erfolg oder Mißerfolg der Ansiedlung an der jeweiligen Art der Diasporen vorhergesagt werden kann. Sowohl *Erechtites hieraciifolia* (L.) RAFIN. mit Flugfrüchten, als auch *Impatiens glandulifera* ROYLE mit Schleuderfrüchten oder die sich weitgehend vegetativ mit Stengelbruchstücken vermehrende *Veronica filiformis* SM. haben sich in vergleichsweise kurzen Zeiträumen über große Gebiete ausgebreitet (vgl. PILS 1984a). Über die tatsächlich zu beobachtende "Ausbreitungsfreudigkeit" scheint demnach in erster Linie das Vorhandensein geeigneter und nur mit unterlegenen Konkurrenten besetzter ökologischer Nischen zu entscheiden.

Der wiederholt geäußerte Einwand, daß raschere Pflanzenwanderungen über nennenswerte Strecken ohnehin nur bei Fernverbreitung durch den Menschen und schon aus diesem Grund allenfalls für Ruderalpflanzen, keinesfalls aber für Alpenpflanzen in Betracht gezogen werden könnten, erscheint in diesem Zusammenhang als wenig stichhältig. Immerhin zeigen auch die meisten "fest etablierten" Ruderalpflanzen trotz wiederholter Verschleppungen durch den Menschen wenig Tendenz zu einer dauerhaften Ansiedlung außerhalb ihres aktuellen Verbreitungsgebietes. Die Hauptfunktion des Menschen bei den so spektakulären neuzeitlichen Wanderbewegungen vieler Neophyten dürfte sich daher wohl nur auf die Schaffung der benötigten neuen ökologischen Nischen (Schuttplätze, überdüngte Ufer regulierter Flüsse usw.) sowie auf die Ersteinschleppung aus weit entfernten Erdteilen beschränkt haben. Geeignete Biotope vorausgesetzt, scheinen die Neophyten dann ihre weitere Ausbreitung durchaus auch ohne menschliche Hilfe bewerkstelligen zu können. Nicht die Wanderfähigkeit an und für sich wäre also bei dieser Betrachtungsweise der limitierende Faktor, sondern die Konkurrenzfähigkeit am neuen Standort. Ein Standpunkt, der letztendlich auch für die anscheinend höhere Frequenz von Neopolyploiden in eiszeitlich devastierten Alpenteilen die plausibelste Erklärungsmöglichkeit bietet. Auch in diesem Fall wären dann nämlich nicht "a priori" zu postulierende mangelhafte Wanderfähigkeiten der diploiden "Reliktarten" für diese Phänomen verantwortlich. Vielmehr wäre es das Freiwerden neuer ökologischer Nischen (Rohböden etc.), das so manchen der im Verlauf von Wanderungs-

bewegungen vermutlich neu entstehenden Neopolyploiden einen Konkurrenzvorteil und damit die Chance zur dauerhaften Eroberung eines zusammenhängenden Areals bot (vgl. dazu auch die in dieselbe Richtung gehenden Überlegungen von EHRENDORFER 1980).

Darüberhinaus spricht vieles dafür, daß auch prähistorische Menschenformen bereits ausgedehnte saisonale Wanderungen unternommen haben (vgl. LEAKEY 1981). Außerdem sind saisonale tierische Wanderungen früher in vermutlich weit größeren Ausmaßen abgelaufen als wir uns dies heutzutage in unserer vielfältig zerschnittenen Umwelt gemeinhin vorstellen können. Und wer würde schon behaupten, daß es früher keine Winde gegeben hätte, welche die Sporen reliktärer Farne und Moose oder die Flugfrüchte disjunkt verbreiteter Blütenpflanzen auf benachbarte Massive vertragen konnten? Wir sehen daher auch wenig Hinweise, welche uns erlauben würden, die fehlende Wanderlust disjunkt verbreiteter einheimischer Pflanzen ausschließlich mit mechanischen Wanderhemmnissen zu erklären.

6. *Diskussion*

Im Verlauf der bisherigen Ausführungen könnte allzuleicht der Eindruck eines unvereinbaren Gegensatzes zwischen historischer und rezent-ökologischer Arealauffassung erweckt worden sein. Dem sei entgegengehalten, daß spätestens seit der allgemeinen Anerkennung der Darwinschen Evolutionstheorie an den historischen Grundlagen jedes biologischen Systems und damit letztendlich auch jeden Areals prinzipiell kein Zweifel bestehen kann. Vor diesem Hintergrund erweist sich der Unterschied zwischen beiden Standpunkten dann auch eher als von gradueller als von prinzipieller Natur. Der Hauptdiskussionspunkt liegt wohl darin, daß die Meinungen über Ausmaße und Ursachen wanderungsbedingter Verzögerungszeiten in der Anpassung alter Arealformen an sich ändernde Umweltbedingungen teilweise kraß divergieren.

Ist der für die aktuelle Lage der Arealgrenzen unserer (Alpen-)Pflanzen entscheidende Faktor dieses komplizierte Wechselspiel der Organismen untereinander, das wir "Konkurrenz" nennen? Wenn ja: Wie rasch reagieren derart konkurrenzbedingte Arealgrenzen auf Umweltänderungen? Reagieren sie zumindest rasch genug, um daraus ableiten zu können, daß der seit dem Ende der letzten großen Vereisung verstrichene Zeitraum ausgereicht hat, um a l l e n Alpenpflanzen (also auch den reliktären!) die völlige Eroberung des ihnen von den heutigen ökologischen Voraussetzungen zuste-

henden Verbreitungsgebietes zu ermöglichen? Sind daher alle (?) rezenten Areale letztendlich Spiegelbilder aktuell wirksamer Umweltfaktoren?

Oder müssen wir die tieferen Ursachen für die aktuellen Arealgrenzen eher in endogenen Besonderheiten der einzelnen Arten suchen. Nichts anderes verbirgt sich ja wohl letztendlich hinter diesen wiederholt postulierten "mangelhaften Ausbreitungstendenzen". Kann deshalb die Anpassung der Areale an geänderte Umweltbedingungen aufgrund mangelnder Wanderfähigkeit sogar derart lange Zeiträume beanspruchen, daß sich hinter den aktuellen Arealen mancher (vieler?) Arten nichts anderes als für uns statisch erscheinende, "eingeforene" Spiegelbilder eiszeitlicher Wachstumsbedingungen verbergen? Wird sich etwa ein von rezenten ökologischen Faktoren gesteuertes Konkurrenzgleichgewicht niemals einstellen? Möglicherweise deshalb, weil die uns langsam erscheinenden Klimaänderungen noch immer viel rascher ablaufen als viele Pflanzen mit "extrem geringer Ausbreitungstendenz" darauf je reagieren können.

In der deutschsprachigen Literatur beherrscht heute eindeutig der zweite, also der historische Standpunkt das Feld. Bei der Besprechung der in dieser Arbeit präsentierten Beispiele haben sich vor allem folgende Ursachen herauskristallisiert, die die Hauptverantwortung für diesen Zustand tragen:

Wie die Vergangenheit gezeigt hat, lassen sich mit dem heute vorliegenden Instrumentarium von Groß- und Kleinrefugien in Verbindung mit bewährten Zusatzannahmen wie Nunatakkern, begrenzte Rückwanderung etc. auch die unwahrscheinlichsten Arealformen rein historisch erklären. Der entscheidende "Vorteil" derartiger historisch konstruierter Arealinterpretationen ist ihre praktische Nichtwiderlegbarkeit mit den heute allgemein angewandten Methoden. Betrachtet man aber den heuristischen Wert einer derartigen nicht-falsifizierbaren Theorie sensu POPPER (1972), so steht er wohl in einem verkehrt proportionalen Verhältnis zur kräftig wachsenden Zahl der in der Literatur auftauchenden Nunatakker, Lokalrefugien u.a.m. Mit jeder dieser fragwürdigen, weil letztendlich nicht beweisbaren und meist nur schwer widerlegbaren Zusatzannahmen aber wird eine extrem historische Arealkunde eine Spur unhandlicher und schwerfälliger. Interessante Parallelen zum Schicksal anderer wissenschaftlicher Theorien drängen sich dabei auf, beispielsweise zum Ptolemäischen Weltbild in seinen letzten Versionen: Immer genauere Messungen der Planetenbahnen hatten immer neue Abweichungen der Planeten von den vorhergesagten idealen Kreisbahnen um die Erde ergeben. Auch hier gelang es durch das Postulieren

von immer neuen (unbewiesenen!) Zusatzkreisbahnen (Epizyklen) lange Zeit diese Abweichungen bemerkenswert klein zu halten. Erst die Abkehr von der traditionellen geozentrischen Betrachtungsweise ermöglichte es diese Flut von Zusatzannahmen zunächst einzudämmen (KOPERNIKUS) und schließlich ganz aus der Welt zu schaffen (KEPLER).

Zweifellos sind in der Arealkunde die Verhältnisse aufgrund der viel grösseren Komplexität der betreffenden Wechselwirkungen nicht unmittelbar vergleichbar. Dies sollte aber keinesfalls davon abhalten, sich auch hier einer maximalen Ökonomie in der Wahl letztendlich nicht beweisbarer Zusatzannahmen zu befleißigen. Das gemeinsame Streben aller exakten Wissenschaften liegt nun einmal darin, die verwirrend große Vielfalt der beobachteten Erscheinungen auf möglichst wenige, nicht mehr weiter voneinander ableitbare Grundannahmen zurückzuführen. Oder umgelegt auf unsere Fragestellung: Wie oft brauchen wir wirklich zum Verständnis aktueller Arealgrenzen ökologische (klimatische, edaphische, also letztendlich konkurrenzbedingte) <u>und</u> historische Arealgrenzmodelle und wie oft finden wir mit einem von beiden - wohl ersterem - das Auslangen?

Letztendlich scheint aber schon allein die einseitige Konzentration auf die Areale von "Reliktarten" ohne eine gleichzeitige vergleichende Berücksichtigung anderer, weit verbreiteter Arten unweigerlich zu "historischen" Arealen zu führen. Eine derart einseitige Betrachtungsweise impliziert nämlich geradezu, und zwar schon von den methodischen Voraussetzungen her, eine Unterschätzung der Bedeutung von Konkurrenzphänomenen. Tatsächlich würde heute wohl kaum jemand auf den Gedanken verfallen, das rezente Fehlen des Wolfes in Mitteleuropa mit einer mangelhaften Ausbreitungsfähigkeit zu erklären. Klarerweise ist es die Konkurrenz des Menschen, die ihn von hier fernhält. Hängt es damit zusammen, daß wir über die Ökologie der meisten "Reliktpflanzen" noch weit weniger wissen als über die des Wolfes, wenn wir bei pflanzlichen Arealgrenzen so häufig Zuflucht zur Vergangenheit nehmen?

Welche Lösusngen bieten sich nun tatsächlich an, um im Widerstreit zwischen historischen und ökologischen Auffassungen aktueller Arealgrenzen einer Entscheidung näherzukommen? Am naheliegendsten erschiene es wohl, durch ausgedehnte Verpflanzungsversuche den Ursachen für die rezenten Arealbeschränkungen von "Reliktarten" nachzugehen. Erweisen sie sich wider allen Erwartens auch außerhalb ihres aktuellen Areals als konkurrenz-

kräftig, so wäre darin wohl eine gewichtige Stütze für die Theorie der wanderbedingten ("eiszeitlich eingefrorenen") Arealgrenzen zu sehen. Würde es im Gegenzug auch gelingen, weit verbreitete, aber gerade im Rax-Schneeberggebiet fehlende Alpenpflanzen wie *Saxifraga oppositifolia* oder *Trifolium badium* dort dauerhaft und mit ihrer anderweitigen Vitalität anzusiedeln, so wären auch deren rezente Arealgrenzen mit mangelnder Ausbreitungsfähigkeit zu erklären. Allerdings nun in der umgekehrten Richtung als bei den klassischen Refugialpflanzen und mit der gängigen Refugialtheorie der Nordostalpen schwer zu vereinbaren. Gelänge dies nicht, so wäre gezeigt, daß es die Konkurrenz der "Altansässigen" ist, die von jeher ihre Ansiedlung in diesem Raum verhindert hat.

Einzelnen bisher durchgeführten Verpflanzungsversuchen scheint jedenfalls nicht allzuviel Erfolg beschieden gewesen zu sein. Diverse Edelweißeinbürgerungsversuche in Oberösterreich, wo die Art nach SPETA (1987) auch früher höchstens im Grenzbereich zur Steiermark heimisch war, sind letztendlich fehlgeschlagen. Man könnte einwenden, daß dazu nicht die richtigen Rassen verwendet wurden. Aber: Was ist wohl die richtige Rasse für ein Gebiet, wo die Art anscheinend ohnehin nicht heimisch war? Daneben findet sich in JANCHEN (1977) eine interessante Angabe über ein kulturbedingtes Restvorkommen von *Trifolium badium* beim Damböckhaus (Schneeberg). Auch die Karriere dieses in den Alpen doch so weitverbreiteten Gewächses scheint dort über die von zahllosen Touristen überdüngte und dabei gleichzeitig biologisch bewässerte Umgebung einer Alpenvereinshütte nicht hinausgekommen zu sein.

Da aber, wie zuletzt SPETA (1987) betont, die Alpen keineswegs als großer Steingarten für botanische Ansiedlungsversuche gesehen werden sollten, fallen alle derartigen Unterfangen letztendlich unter den Begriff der Florenfälschung und sind daher rundweg abzulehnen. Ein Grund mehr, warum wohl auch in Zukunft die Arealkunde ein "Massif de refuge" für die Phanthasie von uns Botanikern bleiben wird.

Zusammenfassung

Der Reichtum mancher Alpenteile an endemischen und disjunkt verbreiteten Pflanzenarten wird heute meist rein historisch, also durch "mangelnde (Wieder-)Ausbreitungsfähigkeit" aus eiszeitlichen Refugialgebieten erklärt.

Im vorliegenden Artikel wird versucht, Alternativen zu diesem theoretisch äußerst schwer widerlegbaren Standpunkt aufzuzeigen. Ausgangspunkt für unsere Überlegungen sind eigene Beobachtungen aus dem Mühlviertel, also einem außeralpinen Teil Oberösterreichs. Dort erwiesen sich nämlich einige Pflanzenarten als überraschend empfindlich gegenüber klinalen Veränderungen in der Ozeanität. Diese Beobachtungen sowie eigene Untersuchungen an alpinen Schwingelarten (*Festuca* L.) legen nahe, auch bei der Interpretation der Areale alpiner "Reliktpflanzen" aktuellen großklimatischen Faktoren und Konkurrenzphänomenen eine größere Beachtung zu schenken. Für das bekannte Großrefugium am Nordostrand der Alpen wird dies durch folgende Tatsachen noch zusätzlich untermauert:

1. Sowohl einige in den Alpen weitverbreitete Arten (z.B. *Saxifraga oppositifolia*, *Trifolium badium*) als auch so typische "Reliktarten" wie *Pulmonaria kerneri* und *Euphorbia austriaca* fehlen den östlichsten Massiven des nordostalpinen Refugialraumes. Da für derartige "Refugienphobien" nun keineswegs die Eiszeiten verantwortlich gemacht werden können, bleiben nur rezent-klimatische Gründe, d.h. letztlich die übermächtige Konkurrenz anderer Sippen, für die Erklärung dieses Verhaltens. Im Umkehrschluß erscheint es daher naheliegend, dieselben Gründe auch für die rezenten Arealbeschränkungen der komplementär verbreiteten, typischen Refugialarten zu vermuten.

2. Diese klimatische Sonderstellung des Ostteiles des Nordostalpinen Refugialraumes (auffallend niedrige Jahresniederschläge, etwas höhere Temperaturschwankungen, also insgesamt eine höhere Kontinentalität) wird durch die vorliegenden klimatischen Daten untermauert.

3. Auch weiterverbreitete, ziemlich thermophile Arten wie *Anacamptis pyramidalis*, *Genista pilosa* oder *Festuca pallens* weisen auffällige Bindungen an den Nordostalpinen Refugialraum auf, ohne daß dies in diesen Fällen durch "mangelnde Ausbreitungstendenzen" erklärt werden könnte.

4. Nicht selten lassen sich aktuelle Arealgrenzen auf einfache Konkurrenz zwischen geographisch vikariierende "Schwesternarten" (z.B. *Festuca picturata* - *F. pucinellii*) oder Chromosomenrassen (z.B. *Biscutella laevigata* s. lat.) zurückführen. In diesen Fällen beherbergen oft die eiszeitlich wenig vergletscherten Refugialräum diploide "Reliktsippen", denen nicht selten schon auf Grund ihrer größeren Ursprünglichkeit eine mangelnde genetische Plastizität und damit von vornherein mangelhafte Ausbreitungsfähigkeit

zugeschrieben wird. Daß solcherart postulierte "genetische Ausbreitungsschwächen" schwerlich als allgemeingültige Lösungen akzeptiert werden können, zeigt unter anderem eindrucksvoll das Vorkommen einer oktoploiden Rasse von *Bartschia alpina* im nordostalpinen "Massif de refuge".

Abschließend wird vorgeschlagen, auch bei der Diskussion von "Reliktarealen" etwaige Verbreitungslücken weiterverbreiteter Arten zu berücksichtigen. Für eine bessere Abschätzung der Bedeutung der Konkurrenz bei der Lage rezenter Arealgrenzen erscheint eine solche Vorgangsweise jedenfalls von Vorteil.

Summary

Presence and past in the distribution boundaries of Austrian vascular plants

Today the abundance of endemic or disconnectedly distributed species in some regions of the Alps is mostly explained by historical reasons, namely by a lacking capacity of migration out of diluvial "massifs de refuge". In our article we attempt to show alternatives to this point of view, which theoretically is hard to refute. Starting point for these considerations are our own observations from the Mühlviertel, a non-Alpine region of Upper Austria. There some species of plants have proved to be very sensitive to clinal changes in ozeanity. These observations and our own investigations in Alpine Fescues (*Festuca* L.) suggest that also for the interpretation of the areas of typical Alpine "relict plants" it might be necessary to pay more attention to recent climatic factors and phenomena of mutual competition. For the well known and important "massif de refuge" at the northeastern corner of the Alps this is stressed by the following facts:

1. Not only some widely distributed Alpine plants (e.g. *Saxifraga oppositifolia* and *Trifolium badium*) but also typical "relict species" such as *Pulmonaria kerneri* and *Euphorbia austriaca* are missing in the mountains of the very eastern part of the northeast Alpine area of refuge. As it makes no sense to call the ice age to account for such "phobias against refugial areas" only climatic reasons, i.e. ultimately overwhelming competition from other species remain for the explanation of such areas. Reversing this conclusion, it seems obvious to suppose the same reasons apply also for recent limitations of complementarily distributed (i.e. "relict")

plants to the "massifs de refuge".

2. This special climatic position of the eastern part of the north-east-Alpine massiv de refuge (strikingly low precipitation, slightly higher variations of temperature, altogether a somewhat higher continentality) is confirmed by climatic data published up to now.

3. The fact that also widely distributed, rather thermophilous species such as *Anacamptis pyramidalis*, *Genista pilosa* or *Festuca pallens* show striking adhesions to this massiv de refuge cannot be explained by a mere "lack of tendency to migration".

4. Not rarely actual distribution limits may be due to mere competition between regionally vicarious "sister species" (e.g. *Festuca picturata - F. puccinellii*) or chromosomal races (e.g. *Biscutella laevigata* s.lat.). As in the latter case the never heavily glaciated refugial areas as a rule shelter the diploid "relict races", frequently this greater primitiveness is seen as a hint for reduced genetic plasticity and therefore as the ultimate reason for their lack of tendency to migration. That the postulation of such "genetic weeknesses in migrational abilities" can hardly be accepted as a solution of general validity is demonstrated e.g. by the existance of an octoploid type of *Bartschia alpina* in the refugial area of the northeastern Alps.

Finnally we suggest also when discussing areas of "relict" plant species to pay attention to possible distribution gaps of widespread species. This might be useful for a better appreciation of the importance of competition in recent limitations of distribution.

Literatur

BUTTLER, K.P., 1967: Zytotaxonomische Untersuchungen an mittel- und südeuropäischen *Draba*-Arten. - Mitt.Bot.München 6: 275-362.

EHRENDORFER, F., 1978: Evolution und Systematik. - In: DENFFER, D. & al.: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. - Stuttgart & New York.

- 1980: Polyploidy and distribution. - In: LEWIS, W.H. (Hrsg.): Polyploidy: Biological Relevance. - New York.

FAVARGER, D., 1961: Sur l'emploi des nombres de chromosomes en géographie botanique historique. - Ber.Geobot.Inst.Rübel 32: 119-146.

FAVARGER, C., 1962: Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. - Rev.Cytol.et Biol.végét. 25: 397-410.

FEDOROV, A.A. (Hrsg.), 1969: Chromosome numbers of flowering plants. - Leningrad.

GREILHUBER, J., 1971: Chromosomenzahlen von *Verbascum austriacum*, *V. lanatum* und einigen Rhinanthoideen (Scorphulariaceae). - Mitt.Bot. Linz 3/1: 31-35.

GUTERMANN, W., 1979: Systematik und Evolution einer alten dysploid-polyploiden Oreophyten-Gruppe: *Artemisia mutellina* und ihre Verwandten (Asteraceae: Anthemideae). - Diss. Formal- und Naturw.Fak. Univ.Wien.

HOLDHAUS, K., 1954: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. - Abh.Zool-Bot.Ges.Wien 18, 493 pp.

HOLZNER, W. & HÜBL, E., 1977: Zur Vegetation der Kalkalpengipfel des westlichen Niederösterreich. - Jahrb.Ver.Schutz der Bergwelt (München) 42: 247-268.

JANCHEN, E., 1977: Flora von Wien, Niederösterreich und Nordburgenland. - Wien.

LEAKEY, R.E., 1981: La formación de la humanidad. - Barcelona.

LIPPERT, W., 1981: Fotoatlas der Alpenblumen. - München.

LONSING, A., 1977: Die Verbreitung der Caryophyllaceen in Oberösterreich. - Stapfia (Linz) 1.

MAYER, H. & al., 1971: Die Waldgebiete und Wuchsbezirke Österreichs. - Centralbl.ges.Forstwesen 88.

MERXMÜLLER, H., 1952-54: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. - Jahrb.Ver.Schutze d.Alpenpflanzen u. Tiere. I-III. 17: 96-133; 18: 135-158; 19: 97-139.

MÜLLER, G., 1982: Contribution à la Cytotaxonomie de la Section *Cyclostigma* GRIESEB. du genre *Gentiana* L. - Feddes Repert. 93/9-10: 625-722.

NIKLFELD, H., 1972: Der niederösterreichische Alpenostrand - ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen. - Jahrb.Ver.Schutze d.Alpenpflanzen u.-Tiere 37: 42-94.

- 1979: Vegetationsmuster und Arealtypen der montanen Trockenflora in den nordöstlichen Alpen. - Stapfia (Linz) 4.

NORDIO, V., 1977: *Festuca alpestris* R. et S. nelle Prealpi bellunesi. - Giorn.Bot.Italiano 111/3: 123-128.

PAWLOWSKI, B., 1970: Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes

et des Carpates. - Vegetatio 21: 181-243.

PILS, G., 1980: Systematik, Verbreitung und Karyologie der *Festuca violacea*-Gruppe (Poaceae) im Ostalpenraum. - Pl.Syst.Evol. 136: 73-124.

- 1981: Karyologie und Verbreitung von *Festuca pallens* HOST in Österreich. - Linzer Biol. Beitr. 13/2: 231-241.

1984a: Alte und neue Zuwanderer in Oberösterreichs Pflanzenwelt. - Öko-L 6/1: 13-18.

- 1984b: Systematik, Karyologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca*-Gruppe (Poaceae) in Österreich und Südtirol. - Phyton (Austria) 24/1: 35-77.

- 1985: Das *Festuca vivipara*-Problem in den Alpen. - Pl.Syst.Evol. 149: 19-45.

- 1980a: Floristische Beobachtungen aus dem Mühlviertel (Oberösterreich). - Linzer Biol..Beitr. 20/1: 253-281.

- 1988b) La incidencia de factores ecológicos e históricos en la distribución actual de las plantas vasculares austriacas. - Volumen jubilar en honor de Prof.P. MONTSERRAT. Ed.: Instituto Pirenaico de Ecologia, Jaca, Spanien. (ca. 5 pp., in Druck).

POPPER, K.R., 1972: Objective Knowledge. - London.

SOLTOKOVIC, M., 1901: Die perennen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion *Cyclostigma*. - Österr.Bot.Z. 51: 161-172, 204-217, 258-266, 304-311.

SPETA, F., 1987: Blausternchen, Wiesenglockenblume, Lerchensporn, Edelweiss: Botanik im O.Ö. Landesmuseum. - Oberösterr., Kulturzeitschr. 37/3: 13-20.

STEINWENDTNER, R., 1981: Die Verbreitung der Orchidaceen in Oberösterreich. - Linzer Biol.Beitr. 13/2: 155-229.

WITTMANN, H., 1986: Über einige *Festuca*-Arten im Bundesland Salzburg (Österreich). - Florist.Mitt.Salzb. 10: 23-33.

ZIMMERMANN, W., 1954: Bildung von Artgrenzen ("Speciation") erläutert am Beispiel von *Pulsatilla* (Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* VI). - Atti del IX Congresso internazionale di genetica (Bellagio) II: 1143-1144. Firenze.

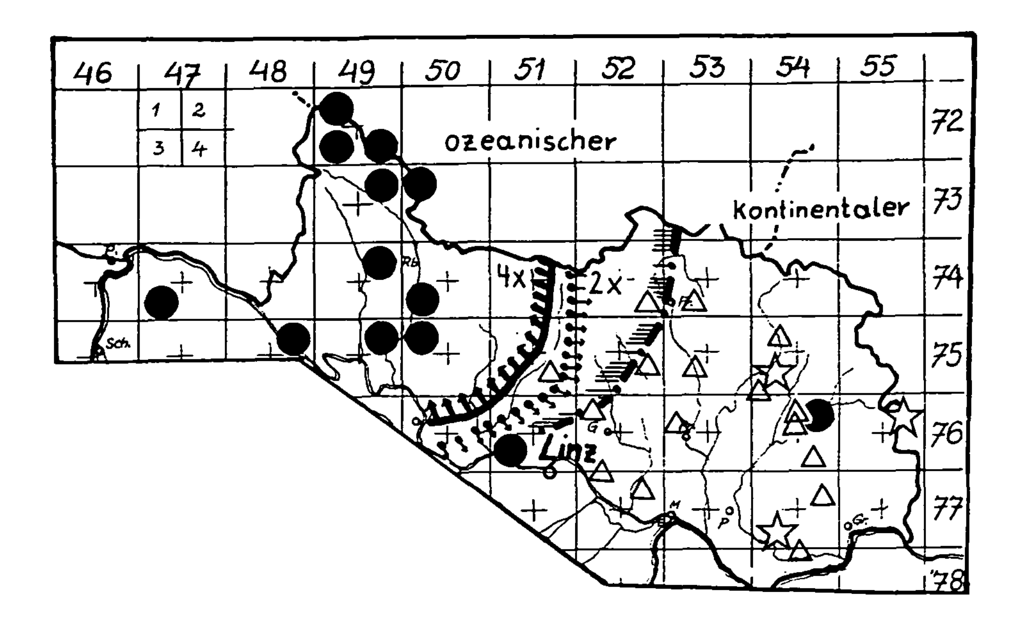


Abb. 1: Das West-Ost gerichtete Ozeanitätsgefälle im Mühlviertel im Spiegel seiner Pflanzenwelt:

● *Geranium sylvaticum* L. (nach PILS 1988a)

Grenzlinie zwischen tetraploider *Campanula patula* L. s.l. (im W) und einer diploiden Sippe (im E: nach LAUTERBRUNNER in SPETA 1987).

Ostgrenze des akktuellen Vorkommens von *Juncus squarrosus* L. im Mühlviertel (nach unveröff. Angaben von A. LONSISNG in der Musealkartei am O.Ö. Landesmuseum in Linz sowie PILS 1988a; (Anm.: Die Art kam früher auch im nordwestlichen Waldviertel vor. Neuere Nachweise von dort wurden uns aber nicht mehr bekannt).

△ *Scleranthus perennis* L. (nach LONSING 1977)

✡ *Veronica dillenii* CR. (nach PILS 1988a).

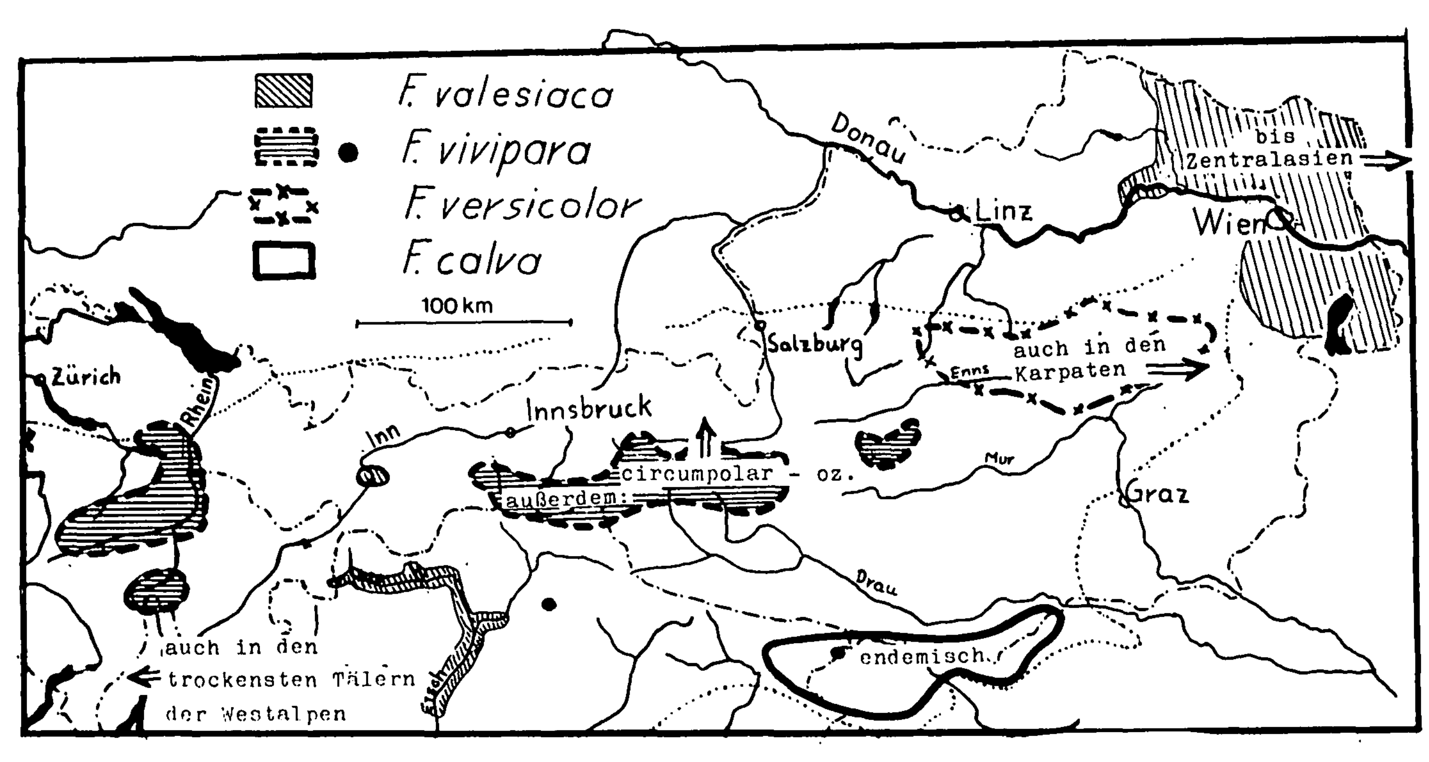


Abb. 2: Klimatische Areale (schraffiert) und traditionellerweise als "historisch" betrachtete Areale aus der Gattung *Festuca* L. im Ostalpenraum (nach NORDIO 1977, PILS 1984b, 1985 und 1988b)

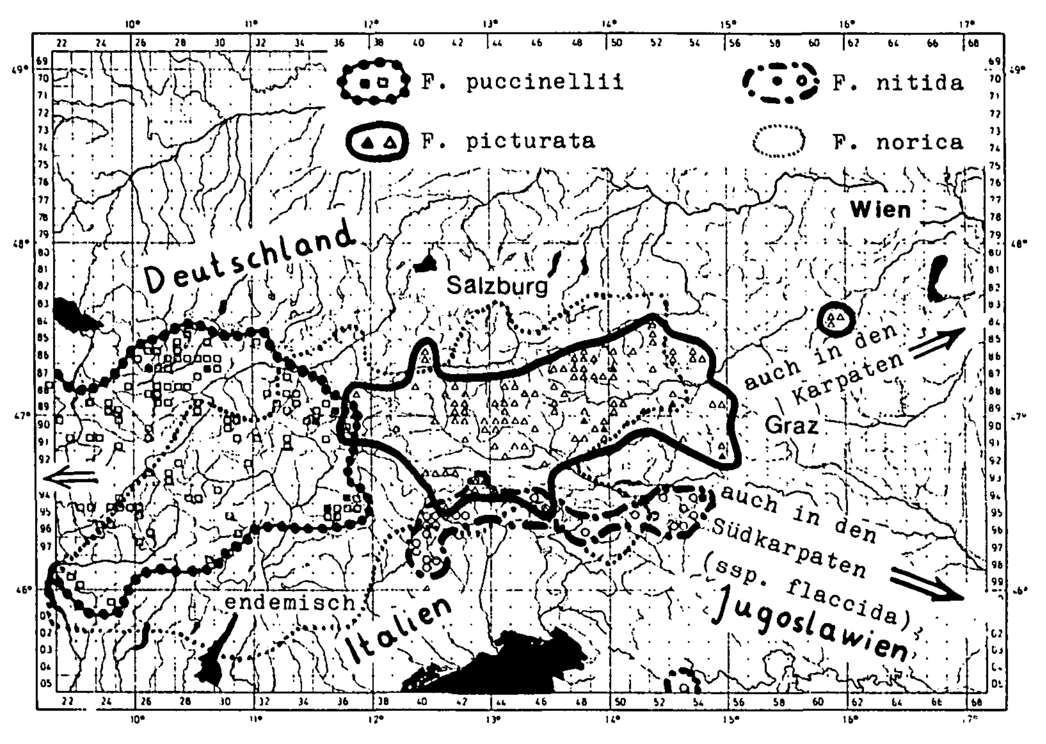


Abb.3: Verbreitung der *Festuca violacea*-Gruppe im Ostalpenraum (nach PILS 1980). Man beachte unter anderem, daß *F. norica* sowohl vor dem nordostalpinen als auch dem Ostteil des südostalpinen Refugialraumes haltmacht!

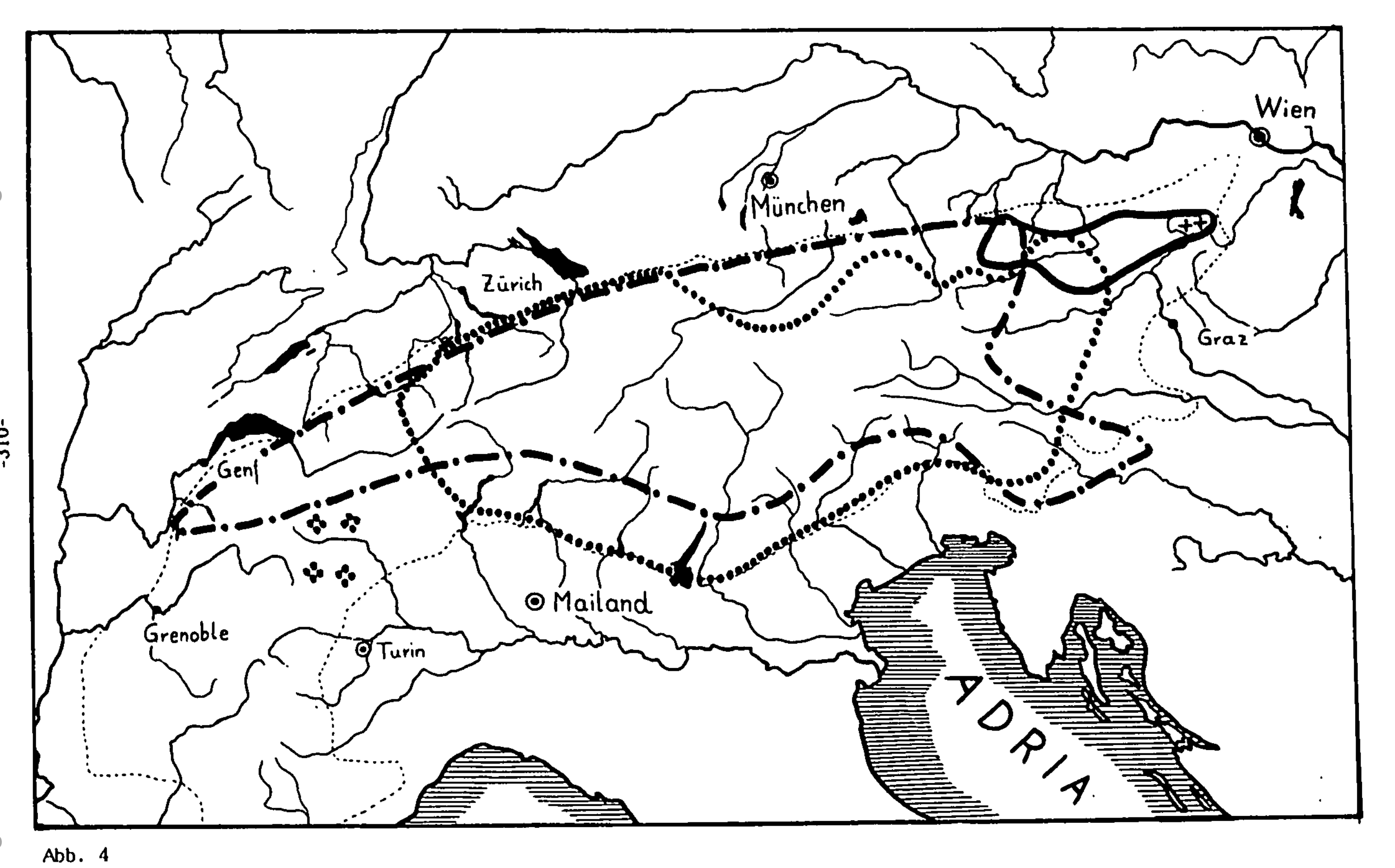

Wien
München
Zürich
Graz
Genf
Mailand
Grenoble
Turin
ADRIA

Abb. 4

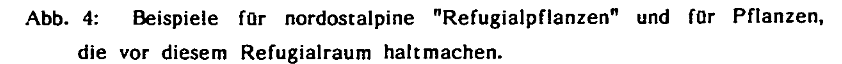


Abb. 4: Beispiele für nordostalpine "Refugialpflanzen" und für Pflanzen, die vor diesem Refugialraum haltmachen.

+ *Draba norvegica* GUNNERUS (außerdem: arktisch-montan und amphi-atlantisch; nach BUTTLER 1967).

Draba stellata JACQ. (nordostalpin-endemisch; nach BUTTLER 1967).

Draba tomentosa CLAIRV. (Alpen, Apennin, Balkan, Nordkarpaten; nach BUTTLER 1967)

Saxifraga oppositifolia L. (nach LIPPERT 1981).

Man beachte insbesonders, daß *D. tomentosa* zwar im Südosten bis zum Kalkalpenrand reicht (Raduha in den Steiner Alpen), nicht aber im Nordosten, wo andere "reliktäre" *Draba*-Arten diese Art auszuschließen scheinen. Dieses Fehlen in den nordöstlichen Kalkalpen erscheint uns umso bemerkenswerter, als die Art in der Tatra, wo *D. stellata* fehlt, wieder auftaucht.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gerhard PILS

Karl Renner-Straße 4/47
A-4040 L i n z
Austria